DIE MYCORRHIZA VON BURMANNIA UND EPIRRHIZANTHES UND DIE FORTPFLANZUNG IHRES ENDOPHYTEN

von

L. VAN DER PIJL.

In dem aus Java mitgebrachten, mit Bouin-Flüssigkeit fixierten Material einiger Saprophyten fand ich einige gut konservierte Wurzeln. Im Herbst und Winter 1933 konnte ich diese untersuchen. Herrn Prof. Dr. Theo J. Stomps möchte ich hier für die Gastfreundschaft in seinem Laboratorium danken.

Die merkwürdigen chlorophyllosen Saprophyten aus der Familie der Burmanniaceae wurden schon in vielen Abhandlungen besprochen. Ihre Anatomie wurde dabei genügend gewürdigt, aber den Endophyten wurde nicht so viel Aufmerksamkeit gewidmet. Ernst und Bernard 4) erwähnen bei Thismia javanica, dass der Endophyt septiert ist und besonders in den subepidermalen Zellen zu finden ist. Pfeiffer [22]) erwähnt gleiches bei Thismia americana. Thismia clandestina und Th. Versteegii haben auch wieder septierte Hyphen, aber in einer tieferen Schicht [5]). Th. Luetzelburgii führt dagegen einen unseptierten Pilz [10]), während Groom [12]) bei Th. Aseroe einen Pilz findet, der innerhalb der Wurzel ungegliedert ist und ausserhalb derselben Querwände zeigt (Vergleiche aber S. 769). B. Championii ist zumal in der Epidermis verpilzt [6]). Alle Angaben über die Beschaffenheit des Pilzes werden aber mehr oder weniger als Nebensache behandelt und

sollten mit Rücksicht auf neuere Funde genau nachgeprüft werden.

Th. javanica und Th. Aseroe zeigen in ihrer Mycorrhiza wohl differenzierte Schichten, während Th. javanica nach Meyer gesonderte Pilzwirtzellen und Pilzverdauungszellen aufweist [18]).

Burmannia tuberosa [8]) hat septierte Hyphen in der Epidermis. Auch B. Championii ist nur in der Epidermis verpilzt [6]).

a. Burmannia candida Engl.

Mein Material war blühenden Pflanzen entnommen und bestand aus den vielfach beschriebenen, verdickten Wurzeln. Die stark vergrösserten Zellen der Rinde waren fast alle verpilzt und oft ganz und gar mit Hyphenknäueln gefüllt. Ernst und Bernard erwähnen Ähnliches [6]).

Meyer [18]) meint hier verschiedene Schichten unterscheiden zu können, deren äusserste Vesikel besitzt. Auch die anders lautenden Angaben Janse's [15]) kann ich nicht ganz bestätigen. In meinem Material führten alle Zellen der Rinde, ausgenommen die der innersten Zellschicht Vesikel. Alle Zellen sind egal verpilzt, alle zeigen Spuren wiederholter Infektion, wieder nur mit Ausnahme der innersten Zellen neben der Endodermis, die nur einmal infektiert werden. Sie können die unverdauten Reste als stark lichtbrechende körnige Masse weiter in sich behalten. Die äussersten Zellen sind meistens weniger stark infiziert.

Wenn Meyer im Gegesatz zu Thismia clandestina den Mycorrhizazellen der Burmannia candida hyperchromatische Kerne zuschreibt, kann ich ihm nur soweit beistimmen, dass die Kerne der Wurzel zwar viel Farbstoff speichern und genau so geblieben sind wie im Meristem, aber alle, infektiert oder nicht, in Rinde und Stiele gleich aussehen. Amoeboide Formen kommen nicht vor (vergl. Abb. 10).

Meyer erwähnt weiter speziell für die äusserste Schicht sehr dickwändige Hyphen.

In meinen, besonders den mit Gentianviolet gefärbten, Präparaten sind sie auch sehr auffallend, aber nicht nur in der äussersten Schicht. Sie sind durch Übergänge mit dünnwändigen Hyphen verbunden, bevor sie in den Knäueln aufgehen. Bisweilen sind sie durch einige Zellen hindurch zu verfolgen. Dabei ergibt sich, dass sie die

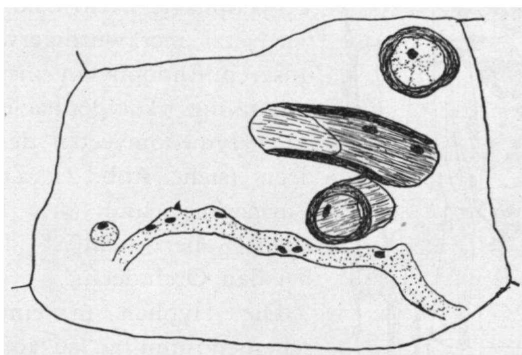


Abb. 1. Burmannia candida. Hyphen in einer Zelle der vierten Zellschicht. Vergr. 850 mal.

Wände fast ohne Einschnürung durchqueren. Aus ihrem Betragen, ihrem Verbande mit den ausserhalb der Wurzel gelegenen Hyphen, ihrer Dickwändigkeit und Persistenz darf man schliessen, dass sie als Transporthyphen funktionnieren. Die in Abb. 1 wiedergegebenen dickwändigen Hyphen führten via benachbarte Zellen nach aussen, wo sie ganz ähnlich gebaut blieben. Zwischen den Humuspartikeln waren sie zu verfolgen als Phycomycet-artige Schläuche, die nur dann und wann eine Querwand zeigten, wie schon bekannt ist von alternden Phycomycetenmycelien.

Zumal bei nicht-Orchideen sind schon viele derartige Phycomycetendophyten beschrieben, die sich durch typische, dicke Hyphen, Vesikeln und Arbuskeln (Sporangiolen)

kennzeichnen. Wie Meyer und Janse fand ich bei Burmannia candida keine Arbuskeln.

Die systematisch-morphologische Einteilung in Hymenomyceten- und Phycomycetenmycorrhiza hat eine ganz andere Bedeutung als die Einteilung in „Ptyophage" und „Tolypophage" Mycorrhiza. Burgeff weist schon ebenso wie Kusano bei einem Hymenomycet Tolypophagie nach. Und so sehen wir jetzt merkwürdigerweise bei unserem Endophyten eine Knäuelverdauung (Tolypophagie) wie bei den Hymenomyceten der Orchideen (siehe Abb. 2). Zumal bei Burmannia sind die Hyphenknäuel aber nicht so dicht wie bei den Orchideen.

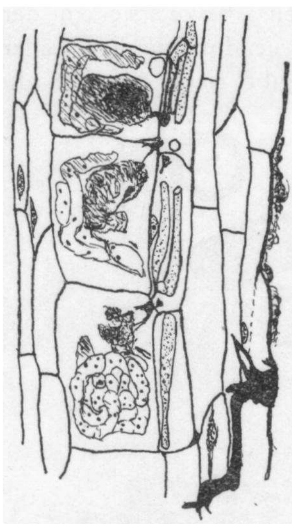


Abb. 2. Epirrhizanthes elongata. Radialschnitt durch die Rinde einer Wurzel. Ganz links die Epidermis von einer abgestorbenen Hyphe durchbrochen. Vergr. 300 mal.

Die Hyphen in einer Zelle scheinen simultan zu kollabieren. In benachbarten Zellen kommen allerhand Stadia der Verdauung vor.

Die dickwändigen Transporthyphen haben einen Durchmesser von $\pm$ 9 μ, die Hyphen der Knäuel messen gewöhnlich ganz gleichmässig $\pm$ 5 μ, doch kommen bisweilen aus bestimmten Hyphen regelmässig nach rechts und links dünne Seitenhyphen von $\pm$ 3 μ Durchmesser.

Die Hyphenwände reagieren negativ auf Zellulose. Mit Chlorzinkjod färben sich die Zellwände blau, doch die Hyphen bleiben ungefärbt. Nur in der Mitte der Klumpen entstehen blaue Stellen.

Nach der bekannten Methode van Wisselings auf Chitin untersucht, gaben sie aber eine schöne rotviolette Farbe, während die Zellwände ungefärbt blieben. Die

Hyphen enthalten also Chitin. Dieses Resultat stimmt überein mit dem von Shibata[24]) bei dem Endophyt von Podocarpus, welcher auch Phycomycetenmerkmale besitzt. Eventuelle Einwände, dass bei Burmannia ein parasitischer Pilz wahrgenommen sei, werden durch einen Blick auf die Präparate sofort entkräftet. Die Zellen zeigen nichts Kränkliches.

b. Epirrhizanthes elongata Bl.

Penzig[19]) hat schon über die Anatomie berichtet. Über den Endophyt wird nur mitgeteilt, dass Hyphenklumpen vorhanden sind, aber keine Sporangiolen. Und doch haben wir hier eine ganz eigentümliche Verpilzung, die auf eine starke Anpassung der Pflanze an Pilzverdauung hinweist. Sie fällt um so mehr auf, weil es bei Epirrhizanthes keine koralloïde oder knollenförmige Wurzeln oder Rhizome gibt, wie bei den meisten Holosaprophyten. Die Wurzeln sind einfach drahtförmig und haben für Saprophyten ungewöhnlich starke und verhölzte Gefässbündel, was Penzig schon beschrieben hat.

Es gibt hier nämlich eine sehr bestimmte Wirtschicht und eine ebenso bestimmte Verdauungsschicht. Die letztere bildet einen Zylindermantel aus auffallend grossen Zellen, die sich noch mehr unterscheiden als in der Abb. 5 Penzigs angegeben ist. Die nach aussen folgende Schicht aus schmaleren Zellen führt longitudinal laufende Hyphen (siehe Abb. 2). In dieser Wirtschicht liegen auch die Vesikel (siehe Abb. 3 und 4). Aus ihr wachsen fortwahrend Hyphen in die Verdauungszellen hinein, wo sie zu Knäueln werden

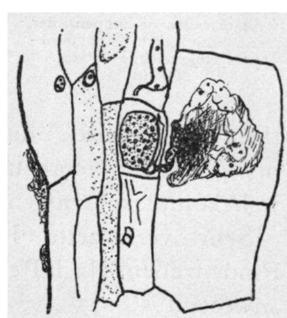


Abb. 3. Epirrhizanthes elongata. Wurzel rad. Vesikel noch lebend, aber die Hyphen in der Wirtschicht abgestorben, keine Neuinfektion in den Verdauungszellen. Vergr. 300 mal.

und verdaut werden. Ihre Kerne bleiben sehr lange sichtbar. (Die Zellkerne werden neben den Knäueln intakt beobachtet). Aus der Anwesenheit dunkel gefärbter Massen neben solchen, die noch ihre Hyphenstruktur verraten, erfolgt, dass wiederholte Infektion statt findet. In dieser Weise kann die Stoffaufnahme bei der tolypophagen Mycor-

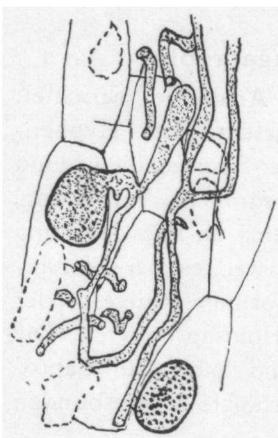


Abb. 4. Epirrhizanthes elongata. Tangentialer Schnitt durch die Wirtschicht. Die durchschimmernden Klumpen der Verdauungsschicht sind punktiert eingezeichnet. Vergr. 300 mal.

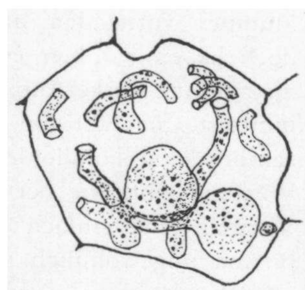


Abb. 5. Burmannia candida. Junge Vesikel in der 4ten Schicht der Rinde. Zellkern nicht im Schnitt. Vergr. 450 mal.

rhiza fast ebenso ununterbrochen verlaufen wie bei der ptyophagen Mycorrhiza und sind doch keine grossen Gewebekomplexe notwendig (c.f. Burgeff[2]) S. 178).

Sehr vereinzelte Hyphen durchqueren die äusseren Rindenzellen. Nach Penzig ist ein ectotrophes Hyphennetz anwesend.

Der Endophyt des Epirrhizanthes stimmt in allen Zügen überein mit dem der Burmannia, die in der unmittelbaren Nähe gesammelt wurde. Wahrscheinlich sind sie identisch, was durch weitere Untersuchungen bewiesen werden muss. Wenn es wirklich so ist, wird aus den mitgeteilten Beschrei-

bungen beleuchtet, wie sehr die höhere Pflanze bei der Mycorrhizabildung einen bestimmenden Einfluss hat.

c. Burmannia coelestis Dan.

Diese Art besitzt Chlorophyl, aber nicht in grossen Mengen, da die Blätter nur gelbgrün gefärbt sind. Ernst und Bernard[3]) erwähnen eine verpilzte Epidermis, wie bei anderen grünen Arten.

Ich fand im Juni 1933 Wurzeln mit der typischen grosszelligen Epidermis, die aber nur ausnahmsweise hier und da einige sehr dünne Hyphen enthielt. Vielleicht findet hier eine periodische Neuinfektion statt. Der Standort war, wie gewöhnlich für diese Art, eine besonnte, offene Stelle inmitten einer Gleicheniavegetation auf sehr unfruchtbarem und humusarmem Boden.

d. Der Standort der Saprophyten.

Die genannten Pflanzen von Burmannia candida und Epirrhizanthes elongata wurden gesammelt am 18. Juni 1932. Sie wuchsen zusammen an einem Abhang in einem ziemlich dichten und feuchtem sekundären Wald in der Nähe von Tjibeber (Java).

Schon öfters war mir in den Urwäldern von Benkoelen (Sumatra) das Beieinanderwachsen der chlorophyllosen nicht-Orchideen aufgefallen. Zuweilen waren es Cotylanthera tenuis und Burmannia candida, ein andermal Burmannia candida und Epirrhizanthes elongata. In der Literatur werden mehrere dergleiche Funde erwähnt. Goebel[10]) fand Leiphaimos azurea, Gymnosiphon spec. und Cymbocarpa Urbani zusammen an einer Stelle. Griffith[11]) erwähnt so Thismia Brunoniana mit Salomonia (Epirrhizanthes) und Burmannia. Jedem wissenschaftlichen Besucher des Buitenzorger Gartens ist es bekannt, dass dort in bestimmten Abteilungen Saprophyten verschiedener Art zu finden sind.

Vielleicht ist die Ursache dieser Erscheinung in der Anwesenheit eines Pilzes als gemeinschaftliche Bedingung zu finden. Nähere Beobachtungen werden uns darüber belehren müssen, ob wirklich stets in derartigen Fällen der gleiche Endophyt anwesend ist.

Man könnte einwenden, dass das gemeinsame Vorkommen eine Folge der Bodenbeschaffenheit sei, sodass von einer Pflanzengesellschaft der Saprophyten gesprochen werden sollte. Burgeff[2]) äussert sich auf S. 227 derart über die europäischen Saprophyten. In dem erwähnten Ort auf Java wächst aber Burmannia wie immer in der oberflächlichen Humusschicht, Epirrhizanthes aber 15—20 cm. tief im mineralen Boden.

Die Bodenbeschaffenheit ist für beide Pflanzen also sehr verschieden und unterscheidet sich in nichts vom normalen Typus der Humus- und Lehmschicht.

Penzig[19]) erwähnt, dass Epirrhizanthes aus dem Humus emporwächst. Weil er aber nur konserviertes Material erhielt, wird man diese Angabe wahrscheinlich als eine blosse Redensart auffassen dürfen. Seither hat man öfters Saprophyten auf humusarmem Boden gefunden (c.f. Hypopitus bei Rayner[23]). Der minerale Boden der genannten Stelle wurde um die Wurzeln des Epirrhizanthes elongata herum ausgegraben und analysiert. Nach dem Trocknen bei 110° fand ich nach dem Glühen einen Verlust von 7,6 %. Davon sollte eigentlich noch etwas abgezogen werden für die abgeschnittenen und mitgetrockneten lebenden Wurzeln der Pflanze. Merkwürdigerweise fand Burgeff Epirrhizanthes cylindrica in einem Boden mit 36,92 % Glühverlust 7—8 cm. unter der Laubstreu. Thismia javanica und Th. clandestina scheinen wirklich ausschliesslich Humuspflanzen zu sein.

Viele andere Saprophyten aber bevorzugen einen Lehmboden, wie Ernst und Bernard mitteilen[7]).

Natürlich sind die beieinander wachsenden Saprophyten

als Keimpflanzen an gleichem, stark humushaltigem Boden gebunden. Aber auch darin kann nicht der einzige Grund des geselligen Wachstums liegen. Beobachtungen über die Keimung der Epirrhizanthessamen, die in einem harten und dicken Pericarp eingeschlossen sind, sind auch für unser Thema wichtig.

e. Die Fortpflanzung des Endophyten.

In den Zellen der Wirtpflanze liegen sowohl bei Burmannia als bei Epirrhizanthes typische Vesikel, wie sie schon oft beschrieben worden sind. Sie messen 30—60 μ und sind gewöhnlich kugelförmig, oft aber auch birnförmig oder unregelmässig gestaltet. Immer entstehen sie als Anschwellungen am Ende der Hyphen (siehe Abb. 5). Arbuskeln oder aus diesen entstandene „Sporangiolen" konnte ich ebensowenig beobachten wie Janse.

Die Befunde bei den verwandten Arten sind ziemlich wechselnd. Bei Thismia javanica[4]), clandestina[5]) und tuberosa[7]) werden keine Vesikel erwähnt, während gegliederte Hyphen beschrieben werden. Janse[15]) fand wohl Vesikel und Sporangiolen bei Th. javanica, sagt aber nichts über den Pilz. Dagegen führt Th. Luetzelburgii[10]) einen unseptierten Pilz und Vesikel wie Burmannia candida.

Groom[12]) und Pfeiffer[22]) haben abweichende Befunde bei Th. Aseroe und Th. americana gemacht. Wie schon erwähnt, bedürfen diese Angaben einer Nachprüfung, ebenso wie die sehr alten Angaben Bruchmanns[1]) über oogonartige Vesikel mit Cellulosewänden bei Lycopodium, während die Hyphen mit ClZnJ nicht reagieren und an der Peripherie der Wurzel septiert sind. Vielleicht ist bei einigen dieser abweichenden Pflanzen eine doppelte Infektion vorhanden, wie sie bei Vinca u.a. entdeckt ist.

Burgeff[2]) meint auch bei saprophytischen Orchideen (Gastrodia) Hymenomyceten mit Vesikeln gefunden zu

haben. Die erwähnten und abgebildeten „Ptyosomen" sind aber gar nicht zu vergleichen mit den wahren Vesikeln, wie sich aus Folgendem sofort ergeben wird. Die Meinung (S. 166), Vesikel seien bloss degenerierende, aufgeblähte Hyphenstücke, ist in ihrer Allgemeinheit unrichtig.

Weil über die Bedeutung der Vesikel nach den Beschreibungen bei Bruchmann, Treub und Janse schon viel gestritten ist, schien es mir interessant, ihre Entwicklung zu verfolgen. Dies war leicht möglich bei Burmannia candida, wo die Vesikel sehr häufig sind, bis zu 10 in jedem Querschnitt.

An dünnwändigen Hyphen in frisch infektierten Zellen entstehen Anschwellungen mit wenig dichtem Protoplasma und normal verteilten Kernen, ihrer Zahl in dem Hyphenprotoplasma entsprechend.

Die Kerne sind klein und speichern stark Farbstoffe, wie Hämatoxylin und Gentianviolet (Abb. 5). In diesem Stadium können die Vesikel anscheinend noch zusammen mit den Hyphen verdaut werden, während sie später widerstandsfähiger werden. Vesikeln, wie das in Abb. 8 wiedergegebene, begegnet man nämlich inmitten ausnahmslos toter Hyphen.

Die Anschwellung erreicht eine bestimmte Grösse, bei der die Wand etwas fester wird, obschon nicht wahrnehmbar verdickt. Die Zahl der Kerne mehrt sich und variiert schliesslich von $\pm$ 75 bis viele Hunderte. In diesem Stadium verharren die meisten einige Zeit, sodass sie in den Abhandlungen über Mycorrhizen so abgebildet werden. Immer bleiben sie mit den Hyphen verbunden und nie zeigt sich eine Querwand.

Dann aber fängt eine weitere Entwicklung an und zwar hauptsächlich in zwei Richtungen, die wir als die geschlechtliche und die ungeschlechtliche bezeichnen wollen.

1°. Die ungeschlechtliche Entwicklung.

Die zuerst kleinen und dunkel gefärbten Kerne werden grösser (von ± 0,75 μ zu ± 1,5 μ). Zugleich nimmt die Färbbarkeit ab, sodass etwas von der Struktur zu erkennen ist (In Abb. 6 sieht man, wie noch einige Kerne zurückgeblieben sind). Später sammelt sich um jeden Kern dichtes Protoplasma, sodass er verdeckt wird und seine Struktur

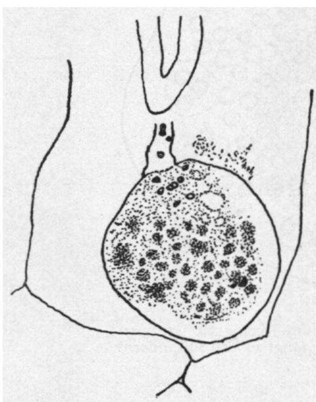


Abb. 6. Burmannia candida. Junges Sporangium. Kerne zum Teil noch dunkel gefärbt (Die punktierte Linie deutet nicht auf eine Querwand). Vergr. 650 mal.

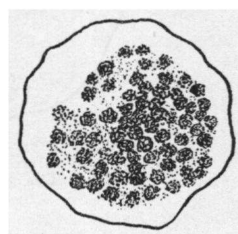


Abb. 7. Burmannia candida. Kleines Sporangium mit einkernigen Plasmaansammlungen. Kerne verdeckt. Vergr. 1150 mal.

unsichtbar wird. Die Übereinstimming mit dem Zoosporangium von Synchytrium ist jetzt auffallend. In einigen grossen Vesikeln war die Zahl derartiger Körper auf 700—1000 zu schätzen. Nur die weniger reichen Vesikel eigneten sich zur Wiedergabe mittels des Zeichenapparates (Abb. 7).

Im wenig dichten inter-nuklearen Protoplasma entstehen jetzt zarte Plasmawände, deren jede einige Kerne umschliesst. In den meisten deutlich wahrnehmbaren Fällen bestanden die Gruppen aus je vier Kernen. Auch jetzt wird die Plasmaansammlung fortwährend dichter, sodass auch die Kerngruppen verdeckt werden und nackte Kugeln von

4,2—6 μ Diameter ohne Struktur in den Vesikeln übrig bleiben (Abb. 9). Diese Körper werden wir vorläufig mit Sporen andeuten. Im Material waren keine ältere Stadien vorhanden. Es ist darum jetzt nicht möglich zu entscheiden, ob nackte Schwärmsporen oder Sporangiosporen mit einer Wand gebildet werden.

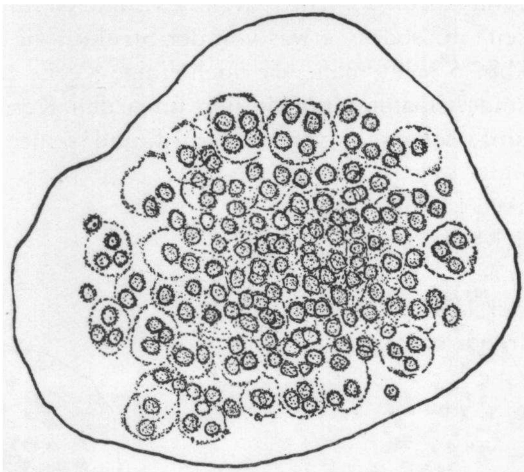


Abb. 8. Burmannia candida. Sporangium. Kerne zu Gruppen vereint. Das Protoplasma der Sporen fängt an sich zu sondern. Vergr. 1300 mal.

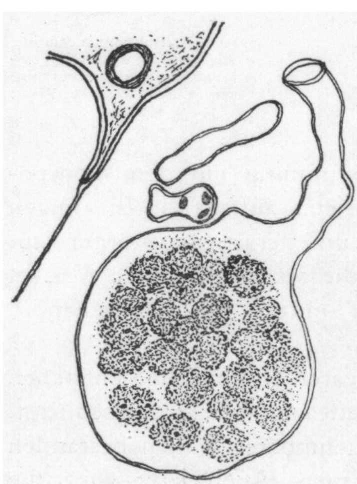


Abb. 9. Burmannia candida. Das älteste beobachtete aber ziemlich kleine Sporangium in einer Epidermiszelle. Eine ectotrophe Hyphe quer getroffen. Vergr. 1400 mal.

Mehrere Forscher entdeckten schon Sporen in Phycomycetenmycorrhizen, z.B. Groom [12]) und Peyronel [20]). Stets aber blieb ihr Entstehen aus und in den Vesikeln zweifelhaft. Mc. Lennan [17]) beschreibt

für die lebende Mycorrhiza von Lolium Vesikel mit sporenartigen einzelligen Körpern, aber auch dieser Befund ist nicht ausgearbeitet.

2°. Die geschlechtliche Entwicklung.

Bei der geschlechtlichen Entwicklung bleiben die Kerne klein und chromophil und erleiden allerhand merkwürdige Ortsveränderungen. Zuerst sammeln sie sich im Zentrum der Vesikel zu einer stark färbbaren Masse (siehe Abb. 11). Danach begeben sie sich wieder in die Peripherie, während im Zentrum sehr oft eine dunkelgefärbte Masse zurückbleibt, die an das Coenocentrum der Peronosporaceae erinnert. Diese Masse ist bisweilen feinkörnig und diffus, oft aber mit deutlichem Umriss versehen (Abb. 12). Das zentrale Plasma der reifen „geschlechtlichen" Vesikel ist wenig dicht, der periphere Teil dagegen sehr dicht. Die Struktur des Ganzen ist sehr gleichmässig, meistens viel feiner als in Abb. 13 wiedergegeben.

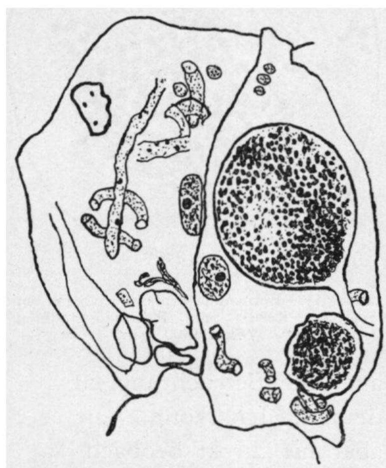


Abb. 10. Burmannia candida. Junges Oogon mit noch diffus verteilten Kernen. Neben ihm der Zellkern und ein kollabiertes Vesikel. In der benachbarten Zelle entleerte Vesikelanlagen. Beide Zellen wenig infiziert. Vergr. 450 mal.

Einzelne Befunde, wie in Abb. 12, deuten darauf hin, dass die peripheren Kerne eine simultane Mitose erleiden, wie in den Oogonien der Peronosporaceae. Das abgebildete Stadium ist mit der 2ten simultanen Mitose zu vergleichen.

Das zentrale Protoplasma kann schliesslich ganz kernlos werden, enthält aber auch oft einige Kerne. Ich kann nicht entscheiden, ob die Kerne, wie bei Pythium, nach der

simultanen Mitose eingewandert sind, oder ob sie nach der Zusammenziehung zurückgeblieben sind, wie bei Albugo. Stadia, wie in Fig. 13 abgebildet, sind sehr suggestiv für die Auffassung der Vesikel als Oogonien und scheinen

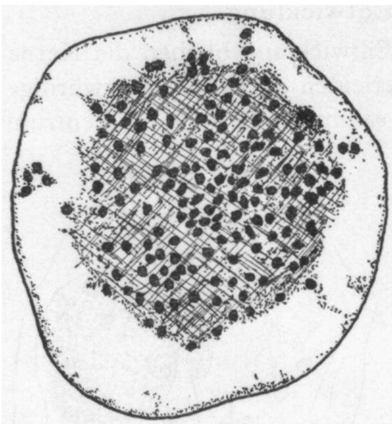


Abb. 11. Burmannia candida. Oogon mit zentraler Kern- und Plasmaansammlung. Vergr. 1300 mal.

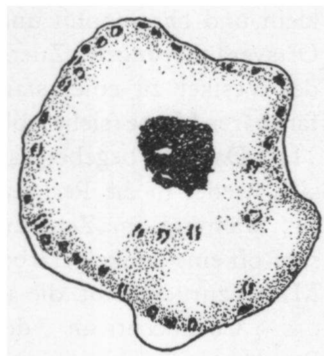


Abb. 12. Burmannia candida. Oogon mit schon peripher gelagerten Kernen. Mitose-ähnliche Bilder bei allen Kernen. Vergr. 1250 mal.

auf eine Befruchtung zu deuten. Ich konnte sie aber nie direkt beobachten. Ausserdem sind die Kernverhältnisse im Zentrum des Oogons recht wechselnd. Vielleicht findet die Befruchtung, wenn sie überhaupt vorkommt, erst später statt.

Obwohl es nach dem Gesagten sehr wahrscheinlich ist, dass die Vesikel auch Oogonien darstellen können, so konnte dies nicht einwandfrei darge-

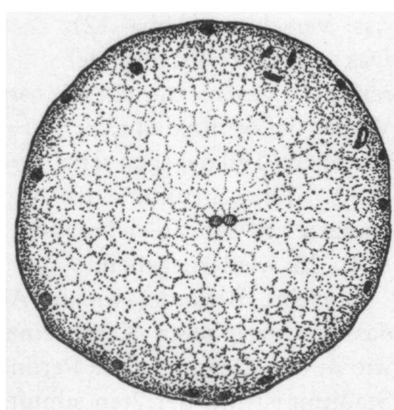


Abb. 13. Burmannia candida. Oogon mit zwei zentralen Kernen und dichtem Periplasma. Ringsum war ein dichtes Geflecht lebender Hyphen. Vergr. 1300 mal.

legt werden, weil spätere Stadien fehlen. Eine Untersuchung der Mycorrhiza in alternden Pflanzen wird wohl Aufklärung bringen.

Antheridien konnte ich nicht beobachten. Weil sie bei den normalen Oomyceten auf den abgebildeten Stadien schon anwesend zu sein pflegen, ist es möglich, dass sie, wie bei vielen bekannten Oomyceten, ganz fehlen. Es ist aber sehr schwierig, ein absolutes Urteil zu bilden, weil die Oogonien gewöhnlich inmitten eines dichten Hyphengeflechts liegen.

Eine dritte Art der Vesikel ist in Fig. 14 abgebildet. Diese Form, die verhältnismässig selten angetroffen wurde, ist offenbar eine Dauerform, die beim Absterben der Pflanze in der trocknen Zeit den Pilz im Stande erhält. Die Wand besteht aus einem hyalinen Exo- und Endospor (beide ± 0,6 μ stark) und einem geschichteten braunen Mesospor (2,5—3 μ stark). Die Wand ist offenbar sehr spröde und zerspringt leicht beim Schneiden. Auch bei diesen Vesikeln fand ich keine Trennungswand an der Ansatzstelle. Der Inhalt besteht aus Protoplasma mit vielen Vakuolen und wenig zahlreichen Kernen. Gleichartige aber entleerte Vesikel fand ich in dem an den Wurzeln haftenden Humus. Wir wollen sie weiterhin als Chlamydosporen andeuten.

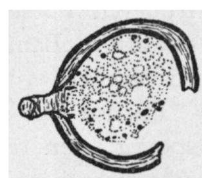


Abb. 14. Burmannia candida. Dickwandiges Vesikel (Chlamydospore) aus der dritten Zellschicht. Beim Schneiden zersprungen. Exospor und Endospor schwarz gezeichnet, in Wirklichkeit hyalin. Vergr. 500 mal.

Andere, vielfach angetroffene Vesikel mit noch wenig verdickter Wand, doch sehr dichtem Plasma, das einige rein kugelförmige Vakuolen enthält, welche wahrscheinlich Öltropfen enthalten haben, sind vielleicht Jugendformen solcher Chlamydosporen.

Peyronel[20,22]) fand in abgestorbenen Wurzeln neben den schon genannten Sporen auch solche dickwändige Vesikel. Dass sie Sporangien sein würden, wie er meint,

scheint unwahrscheinlich, auch schon weil er in solchen Vesikeln („entleerten Sporangien") keine Öffnung fand.

Die Angabe Peyronels, die Wand sei zweischichtig, sollte näher untersucht werden. Ein anderer Unterschied zwischen diesen und den Chlamydosporen der Burmannia candida scheint aber wesentlicher zu sein, nl. dass Peyronel die Wand mit feinen Kanälen durchsetzt fand. In diesem Punkte haben sie grosse Ähnlichkeit mit den Chlamydosporen des Endophyten der Marattiaceae (West [25]). Einerseits enthält Wests Beschreibung viel Bekanntes, weil Kühn[16]) die sehr ähnlichen Chlamydosporen aus Kaulfussia aesculifolia Bl. schon abgebildet hatte, anderseits wird in dieser Abhandlung der Wahrscheinlichkeit Ausdruck verliehen, dass der Endophyt im Innern der Wirtpflanze Fortpflanzungsorgane bildet. Die meisten früheren Forscher beschränkten sich darauf, einige hingeworfene Bemerkungen über Ähnlichkeit mit Pilzorganen zu machen.

Ebenso wie ich dachte West anfänglich, die Chlamydosporen seien reife Oosporen. Bei näherer Betrachtung ergibt sich diese Annahme aber vorläufig als unrichtig.

Durch die Kanäle in der Wand der Chlamydosporen und die Anwesenheit der Arbuskeln unterscheidet sich Stigeosporium vom hier beschriebenen Endophyten. Ein Vergleich mit Peyronels Endophyt ist schwierig, weil die gefundenen Stadien nicht übereinstimmen und Peyronel also über die Entstehung der Sporen und ihre Kernzahl nichts erwähnt.

Nach dem Vorhergehenden wird es deutlich sein, dass Gallaud[9]), der Vesikel nur als Kysten anerkennen will, zum Teil recht hat, aber auch nur zum Teil.

f. Klassifikation des Pilzes.

Der Endophyt, der übrigens Oomycetenmerkmale zeigt, unterscheidet sich durch seine mehrkernigen Sporen. Die

Oomycetensporen werden nämlich immer als einkernig betrachtet, was ich für Phytophthora, Pythium und die Saprolegniaceae ausdrücklich erwähnt fand (c.f. u.a. [14]).

In der letzten Zeit sind aber von Coker [3]) und Harvey [13]) aus dem Boden Saprolegniaceae isoliert, die auch mehrkernige Sporen, und zwar Akineten, haben (Weiter besteht keine Ähnlichkeit mit dem Endophyten). Diese neuen Gattungen Geolegnia und Brevilegnia haben sexuelle Merkmale der Saprolegniaceae. Es braucht uns also nicht zu wundern, wenn auch der Endophyt nicht sofort in eine der wenig scharf umschriebenen Gruppen der Phycomyceten eingeordnet werden kann. Peyronel hat auch Schwierigkeiten mit seinem Endophyt, doch denkt er an eine Verwandtschaft mit Endogone. West will Stigeosporium in der Nähe von Phytophthora stellen, während Fitzpatrick diesen irgendwo bei den Blastocladiaceae unterbringen will.

Der Endophyt hat noch eine Eigenschaft, die ihn vom Typus der normalen Oomyceten entfernt, nl. diese, dass die Wände aus Chitin bestehen. In diesem Punkte zeigt er also, wie in den Sporen, einen Übergang zu den Zygomyceten. Und doch wird seine Stellung bei den Oomyceten auch dadurch nicht unmöglich, denn die niederen Oomyceten, wie Monoblepharidaceae und Blastocladiaceae haben auch keine Zellulose, sodass das Vorkommen des Chitins bei den höheren Oomyceten nicht so unmöglich ist, wie man oft meint.

Was die primitive ungeschlechtliche Fortpflanzung betrifft, hat der Endophyt Ähnlichkeit mit einigen Pythium-Arten, (keine Konidien, doch Sporangien, und keine Trennungswand in den Sporangien). Bei Pythium sind die Hyphen auch, wie beim Endophyten, intracellulair, während sie bei den anderen Peronosporaceae intercellulair bleiben.

Die primaire Kernansammlung im Oogon ist dagegen

wieder nicht typisch für Pythium (c.f. Albugo, wo auch Dauerkonidien vorkommen).

Spätere Untersuchungen über die Entwicklung der Oogonien, das Schicksal des Periplasma, das Entstehen einer Oosporenwand etc. sollen über die Affinität weitere Aufklärung geben. Vorläufig werden wir den Endophyt der Burmannia in die Nähe der Peronosporaceae stellen, bei denen andere Endophyten durch ihre Haustorien anschliessen, zu denen auch Bodenpilze und Wurzelparasiten (Pythium) gehören, und auch Pilze, die in einem Gleichgewicht mit ihrem Wirt stehen, ohne ihn abzutöten (Albugo und Peronospora). Alle diese Bedingungen sind zur Entstehung eines Mycorrhizapilzes notwendig.

Angesichts der vielen Misserfolge verschiedener Forscher wird es nicht leicht sein, den symbiotischen Pilz zu isolieren. Doch wird der Verfasser es nach seiner Rückreise versuchen. Dann kann auch eine Diagnose und ein Name publiziert werden.

Botanisches Laboratorium

Amsterdam. *der Universität.*

Literaturverzeichnis.

1. H. Bruchmann, Das Prothallium von Lycopodium. Bot. Centr. Bl. XXI, 1885.
2. H. Burgeff, Saprophytismus und Symbiose. G. Fischer, Jena, 1932.
3. W. C. Coker, Other water moulds from the soil. Jl. Elisha Mitchell Sci. Soc. 42, 1928.
4. A. Ernst und Ch. Bernard, Beiträge zur Kenntnis der Saprophyten Javas. II. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg XXIII, 1910.
5. ———, Idem V. Idem XXIV, 1911.
6. ———, Idem VIII. Idem XXIV, 1911.
7. ———, Idem XI. Idem XXVI, 1912.
8. ———, Idem XIV. Idem XXVIII, 1914.
9. I. Gallaud, Etudes sur les Mycorrhizes endotrophes. Rev. Gén. d. Bot. XVII, 1905.

10. K. Goebel und K. Süssenguth, Beiträge zur Kenntnis der Südamerikanischen Burmanniaceae. Flora 117, 1924.
11. W. Griffith, On the Root-parasites referred by Authors to the Rhizantheae. Trans. Linn. Soc. 19, 1845.
12. P. Groom, Thismia Aseroe (Beccari) and its Mycorhiza. Ann. of Bot. IX, 1895.
13. J. V. Harvey, A survey of water moulds occurring in the soils of Wisconsin, as studied during the summer of 1926. Trans. Wisc. Acad. of Sc. 23, 1927.
14. J. E. Humphrey, The Saprolegniaceae of the United States. Trans. Am. Phil. Soc. XVII, 1893.
15. J. M. Janse, Les endophytes radicaux de quelques plantes javanaises. Ann. Jard. Bot. Buitenz. XIV, 1897.
16. V. R. Kühn, Untersuchungen über die Anatomie der Marattiaceae. Flora 47, 1889.
17. Mc. Lennan, The endophytic Fungus of Lolium. Ann. of Bot. 40, 1926.
18. K. Meyer, Untersuchungen über Thismia clandestina. Bull. Soc. Imp. d. Natural. Moscou XXIII, 1909.
19. O. Penzig, Beiträge zur Kenntnis der Gattung Epirrhizanthes Bl. Ann. Jard. Bot. Buitenz. XVII, 1901.
20. B. Peyronel, Fructification des Mycorhizes endotrophes. Bull. Trim. d. l. Soc. Mycol. de France XXXIX, 1923.
21. ———, Ricerche sulle micorize endotrofiche. Riv. di Biologia V, 1923.
22. N. E. Pfeiffer, Morphology of Thismia americana. Bot. Gaz. LVII, 1914.
23. M. G. Rayner, Mycorrhiza. London, 1927.
24. K. Shibata, Cytologische Studien über die endotrophen Mykorrhizen. Jahrb. f. Wiss. Bot. XXXVII, 1902.
25. C. West, On Stigeosporium Marattiacearum and the Mycorrhiza of the Marattiaceae. Ann. of Bot. XXI, 1917.